половой трубки 780—990. Она лежит слева от кишки. Вагина окружена мощным сфинктером. Вульва слегка сдвинута от середины тела назад. Имеется пара поствульварных мышц. От матки отходит рудимент заднего яичника длиной 100—150.

Длина хвоста 218—267, его конической части 150—207, цилиндрической — 60—78. Две паратерминальные щетинки 36—41. Размеры 1, 2 и 3-й хвостовых желез соответственно: 20—28×23—27; 18—25×24—40, 15—24×27—36 (рис. 4).

Расстояния от переднего конца тела до: головных щетинок 2—3, основания эндокупола 5, цервикальных щетинок 12—13, амфидов 18, нервного кольца 110—175, конца пищевода 376—467, вульвы 960—1300.

По ряду признаков (строение спикул, индексы, размеры амфидов) описанные нематоды, несомненно, относятся к виду *P. inaequispiculata* (Platonova, 1971). Более подробное изучение морфологии данного вида позволило выявить наличие губных папилл, головных щетинок, эндокупола и сложного стоматоидального кольца, стоматоидальных швов, рудимента яичника, не указанных в первоописании, а также установить точное число цервикальных щетинок.

A Systematic Study of the Genus Pseudosteineria (Nematoda, Xyalidae). Fadeyeva N. P.— Vestn. zool., 1986, No. 1.— *P. ineaquispiculata* (Platonova) and *P. sagittispiculata* sp. n. are described from Japan Sea. The generic diagnosis and a key to species of the genus *Pseudosteineria* are given. *Steineria pavo* Gerlach and *S. pulchra* Mawson are transferred to *Pseudosteineria*.

Платонова Т. А. Свободноживущие нематоды залива Посьета Японского моря // Исслед. фауны морей СССР.— 1971.— Вып. 8. с. 72—106.
Coninck L. A., de. Classe des Nematodes.— Gystèmatique des Nematodes et sousclass des Adenophorea // Traite zool.— 1965.— 4, N 2.— P. 586—681.
Gerlach S. A., Riemann F. The Bremerhaven checklist of aquatic nematodes. A catalogue of Nematoda Adenophorea excluding the Dorylaimida. 1 // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven.— 1973.— Suppl. 4.— P. 1—404.
Lorenzen S. Postembryonalentwicklung von Steineria — und Sphaerolaimidenarten (Nematoden) und ihre Konsequenzen für die Systematik // Zool. Anz. — 1978. — **200**, N 1/2.— S. 53—78.
Mawson P. Marine free-living nematodes from South Australia. 1 // Trans. Roy. Soc. S. Austral.— 1957.— N 80.— P. 98—108.
Wieser W. Free-living marine nematodes. 111. Axonolaimidea and Monhysteroidea // Acta Univ. lund.— 1956.— **52**, N 13.— P. 1—115.

Дальневосточный университет — Получено 19.03.84

УДК. 594.329.27

Т. Я. Ситникова, Я. И. Старобогатов, Е. В. Черногоренко

РОД BORYSTHENIA (GASTROPODA, VALVATIDAE), ЕГО СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ВИДОВОЙ СОСТАВ

Среди реофильных вальват, обитающих в реках северного Причерноморья, четко выделяется форма (или группа форм) с довольно гладкой (фарфоровидной) шаровидной раковиной и угловатым (не круглым) устьем. Ее обычно определяют как *Valvata naticina* Menke, 1845. В связи с краткостью описания, не снабженного иллюстрациями, последующие авторы понимали под этим названием различные виды вальват. *V. menkeana* Jelski, 1863 и *V. jelskii* Crosse, 1863, описанные по сборам К. Н. Ельского из Днепра в окр. Киева, отличаются от вида, описанного Менке, причем *V. jelskii* резко выделяется своим погруженным (не выступающим) завитком. Этот признак послужил основанием для выделения данного вида в самостоятельный род *Jelskia* Bourguignat, 1877 non Taczanowski, 1871, который в связи с гомонимией был переименован в *Borysthenia* Lindholm, 1914. Еще в 60-х годах прошлого века появились и данные о строении радулы подобных вальват, а также сведения о том, что они в отличие от всех других вальватид являются живородящими (яйцеживородящими по современной терминологии) (Hensche, 1866).

Первая серьезная попытка ревизии рода была предпринята Линдгольмом (Lindholm, 1927), считавшим *V. naticina* и *V. menkeana* синонимами и придавшим *V. jelskii* подвидовой статус. В качестве формы, промежуточной между *V. naticina* и *V. jelskii* в этой работе описана *V. naticina* var. *alligans* из Вислы у Плоцка (Польша). В итоге *Borysthenia* рассматривается Линдгольмом как монотипический подрод рода *Valvata*. Это систематико-номенклатурное решение было принято во всех последующих работах, с той лишь оговоркой, что Я. И. Старобогатов (1970) рассматривает эту группу как самостоятельный род, выделяемый им в работе Т. Я. Ситниковой (1983) в особое подсемейство вальватид — Borystheniinae.

В нашем распоряжении был весь материал, изученный Линдгольмом (коллекция Зоологического института АН СССР), а также некоторые более поздние сборы из низовьев Немана (Зоологический институт АН СССР), из Днепра (Институт зоологии АН УССР) и из Днестра (сбор В. В. Полищука) — всего 269 экз. (*Borysthenia alligans* — 15, *B. naticina* — 120, *B. menkeana* — 134). Наличие в материале экземпляров, фиксированных спиртом, позволило изучить их анатомические особенности. Использование компараторного метода (Иззатуллаев, Старобогатов, 1984) позволило сравнить раковины всех форм сразу по многим параметрам. К сожалению, ни одного экземпляра, соответствующего описанию *V. jelskii,* в нашем распоряжении не оказалось.

Особенности анатомии *Borysthenia* изучали по трем экземплярам *B. naticina* из устья рукава Атмате (дельта Немана), глубина 3 м, 30.07.1966 и одному экземпляру *B. menkeana* из рукава Скирвите (дельта Немана), глубина 0,5 м, 15.06.1967. В первую очередь исследовали детали, важные в систематике вальватид: жабра, радула и половая система. Все основные данные о строении половой системы были выяснены по единственному половозрелому экземпляру *B. menkeana.*

Жабра обоих изученных видов борисфений достаточно типична для вальватид — двоякоперистая, но заметно длиннее, чем у *Valvata* и *Cincinna* и тем более у *Megalovalvata.* Радула вполне точно совпадает с опубликованными изображениями (Hensche, 1866), отличаясь от радул остальных вальватид почти исключительно формой внешних маргинальных зубов, лишенных зубчиков и серповидно изогнутых (рис. 1).

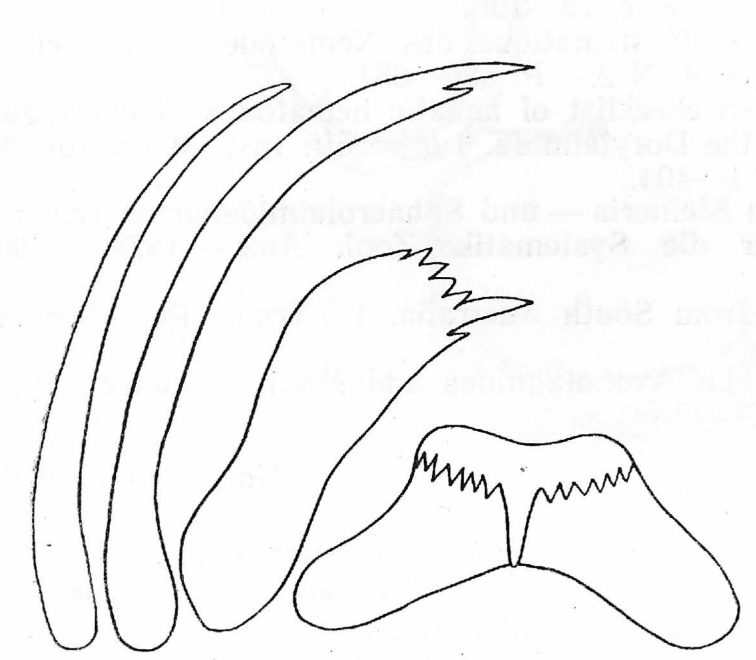


Рис. 1. Радула *Borysthenia menkeana.*

Наиболее своеобразно строение половой системы (рис. 2). Сохраняя общий структурный план половой системы вальватид, она резко отличается размерами и положением оотипической петли, играющей у представителей этого рода роль выводковой камеры. У неполовозрелых особей она развита очень слабо и весьма похожа на оотипическую петлю других вальватид на соответствующей стадии онтогенеза. Зато у взрослых особей она чрезвычайно сильно разрастается в апикальном направлении, проходя между белковой железой и простатой и намного заходя за их апикальные концы. Белковая железа располагается при этом в виде петли у апикальной половины выводковой камеры с вентральной стороны, простата — с дорсальной стороны камеры, в ее средней части, в виде трех бобовидных придатков, открывающихся, по-видимому, общим протоком. Разрастается оотипическая петля (выводковая камера) и в ширину, так что задняя кишка в виде пологой петли идет по ее дорсальной поверхности. Копулятивный аппарат довольно длинный, почти линейный, заостренный на самом конце, с сильно извитым семяизвергательным каналом внутри. Выводковая камера содержит яйца и развивающиеся эмбрионы. Характерно, что яйца заключены не только в яйцевые капсулы (как, например, у вивипарид), но и в синкапсулы по 3—5 капсул каждая. Формирование яйцекладущими вальватидами синкапсул является особенностью группы.

Эти анатомические данные, и в особенности строение половой системы, подтверждают обоснованность выделения рода *Borysthenia* в особое подсемейство Borystheniinae (Ситникова, 1983), диагноз которого может быть дополнен: оотипическая петля, служащая выводковой камерой, разрастается в ширину и апикально, заходя при этом за апикальные концы простаты и белковой железы и раздвигая их — первую на дорсальную сторону, а вторую — на вентральную; яйцевые капсулы внутри выводковой камеры собраны по 3—5 штук в синкапсулы; простата состоит из трех долей.

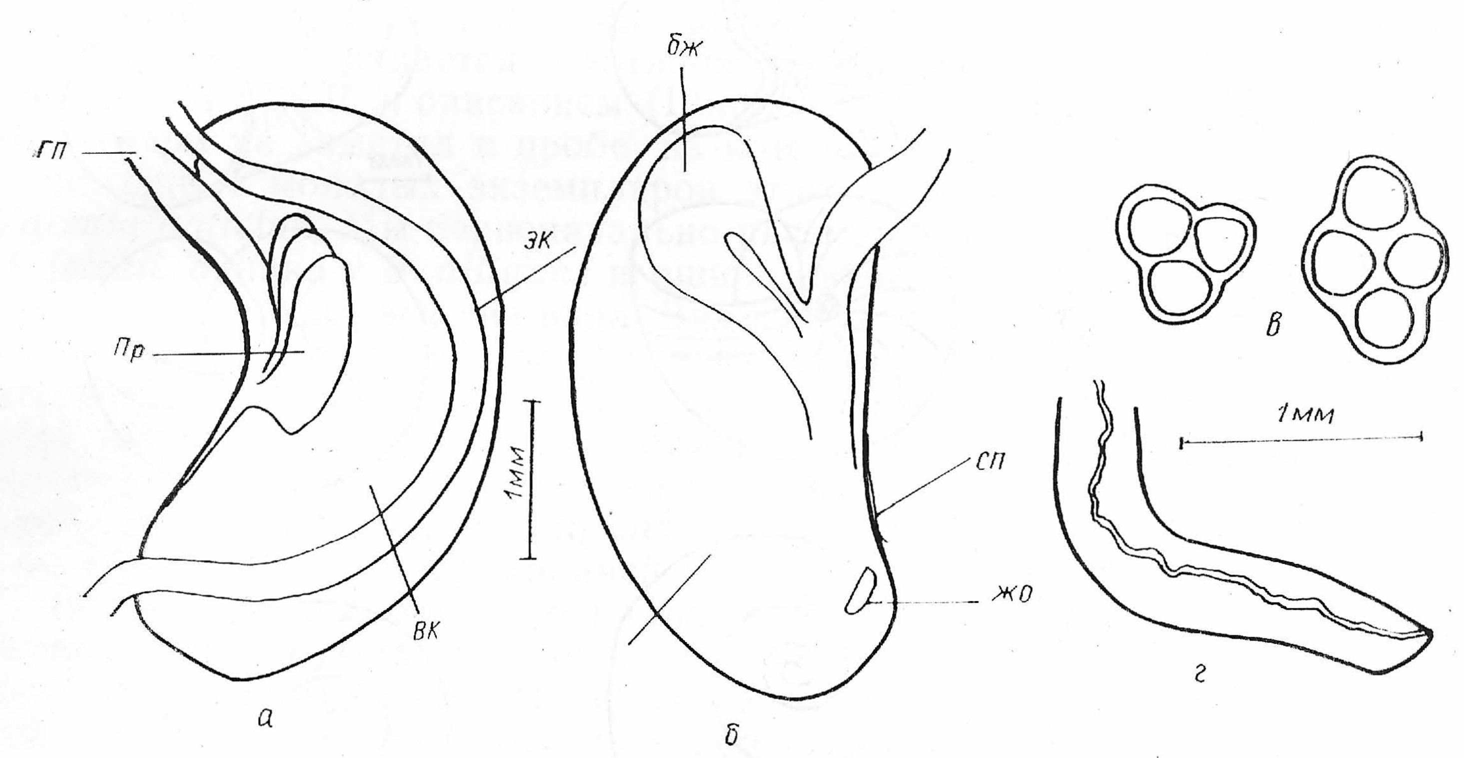


Рис. 2. Половая система и синкапсулы *Borysthenia menkeana*:

а — паллиальный гонодукт с дорсальной стороны; *б* — то же с вентральной стороны; *в* — две синкапсулы, извлеченные из выводковой камеры; *г* — пенис. Масштабные линейки: левая для рис. *а* и *б*, правая для рис. *в* и *г*. Буквенные обозначения: *бж* — белковая железа; *вк* — выводковая камера; *гп* — гермафродитный проток; *жо* — женское отверстие; *зк* — задняя кишка; *пр* — простата; *сп* — семяпровод.

Подсемейство Borystheniinae включает один род *Borysthenia*.

Просмотр всего доступного материала показал, что к роду *Borysthenia* можно отнести 3 формы, точно соответствующие: 1) голотипу *Valvata naticina* var. *alligans*, 2) первоописанию *V. naticina* и 3) синтипам *V. menkeana*. При этом при совместных нахождениях никаких переходных форм между ними не обнаружено (см. рис. 3, *в*, *г*, *д*), а серии, содержащие только одну из этих форм, определялись вполне однозначно. Наиболее показательна в этом отношении серия из Вислы у Плоцка, в которой представлены 5 экз. *B. alligans*, 39 экз. *B. naticina* и 32 экз. *B. menkeana*. Эти же 3 формы представлены в сборе из устья рукава Атмате (дельта Немана), соответственно 2, 16 и 4 экз., в сборе у нижней части Каневского водохранилища у с. Бучаки на глубине 7 м, соответственно 1, 41 и 73 экз. и в сборе из Днестра, соответственно 7, 14 и 2 экз. Еще в 3 сборах представлены совместно две последние формы: Херсон (1 и 2 экз.), Висла у Свеца (Польша) (2 и 1 экз.), Варта у Гожув-Великопольски (3 и 1 экз.). Все это позволяет говорить с определенностью, что в нашем материале род *Borysthenia* представлен 3 видами. С учетом не обнаруженной нами *B. jelskii* объем рода составляют 4 рецентных вида.

B. jelskii (Crosse, 1863; рис. 3, *а*, *б*), являющийся типовым видом рода *Borysthenia*, известен только по первоописанию. Рисунки, сопровождающие первоописание, страдают существенными недостатками: два из них (вид с вершины и вид с устья) не согласуются с пропорциями, полученными из промеров, приведенных в описании, все они (в том числе и вид с базальной стороны) не согласуются друг с другом

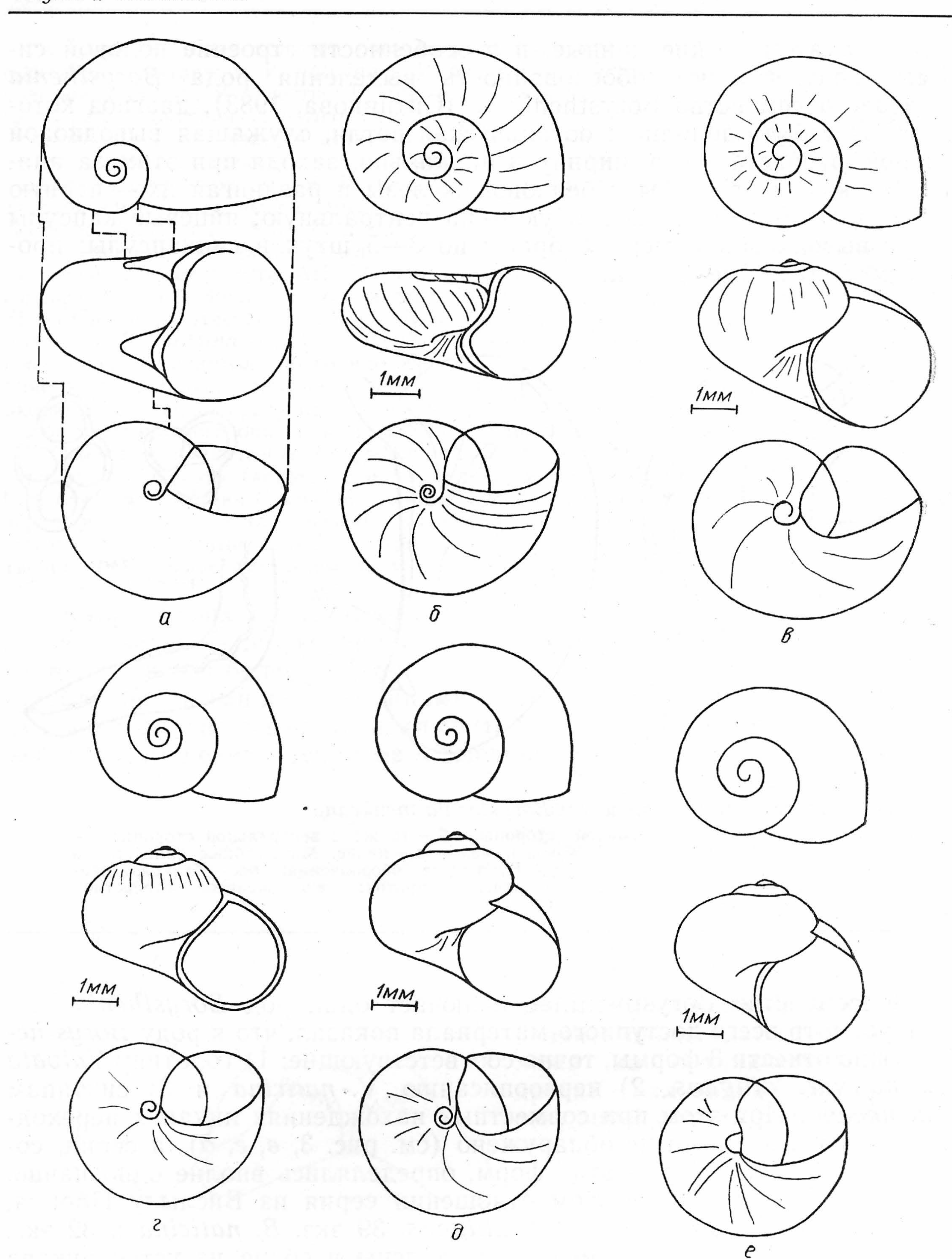


Рис. 3. Раковины видов *Borysthenia*:

а — *B. jelskii* (по Crosse, 1863, Pl. XIII, fig. 3), пунктирные линии позволяют ясно видеть несоответствие рисунков друг другу; *б* — то же, но рисунки приведены в соответствие друг с другом и с описанием; *в* — *B. alligans* голотип (Висла у Плоцка); *г* — *B. naticina* из того же сбора; *д* — *B. menkeana* из того же сбора; *е* — *B. menkeana* лектотип (Днепр у Киева).

(рис. 3, *а*). Положение осложняется еще и тем, что более известные рисунки Кобельта (цит. по Rossmässler, 1910) скопированы с рисунков Кроссе и существенно искажены по сравнению с оригиналом. Это побудило нас попытаться на основе рисунков Кроссе получить изображения, согласованные как друг с другом, так и с пропорциями, получающимися из промеров, приведенных в описании (рис. 3, *б*). Можно отметить, что исправленный таким образом рисунок точнее согласуется с остальными видами рода по фундаментальным параметрам раковины: он полностью совпадает с ними по форме образующей кривой, величине верхнего осно-

вания раковинной трубки и по шагу от оси (пренебрежимо малому у представителей этого рода) и отличается лишь по скорости нарастания образующей кривой и по величине шага вдоль оси (то есть по параметрам, обычно отличающим близкие виды). Такой вывод был бы невозможен, если бы мы исходили непосредственно из рисунков Кроссе и тем более Кобельта. Экземпляр этого вида, по-видимому, собран Ельским в Днепре у с. Романовки (окр. Киева) и переслан им Кроссе вместе с типовой серией *Valvata menkeana*. Поскольку вид известен пока только из Днепра у Киева, говорить об его ареале преждевременно.

B. alligans (Lindholm, 1927, рис. 3, *в*). Характеристика раковины этого вида четко задается голотипом, хранящимся в Зоологическом институте АН СССР, и описанием (Lindholm, 1927). Следует отметить, что Линдгольм не заметил в пробе, из которой обозначен голотип, присутствие еще 4 молодых экземпляров этого вида, определенных им как *Valvata naticina*. Мы первоначально рассматривали этот вид как форму *B. jelskii*, однако у *B. alligans* вершина никогда не бывает погруженной, что резко отличает эти два вида. Вид известен пока только из 4 пунктов: из Вислы у Плоцка, из устья протоки Атмате (дельта Немана), из Каневского водохранилища у с. Бучаки (средний Днепр) и из Днестра (без точного указания места). Можно полагать, что в Днепр виды *Borystenia* попали из низовьев реки в первое межледниковье. Это заставляет предполагать, что *B. alligans* и *B. jelskii* распространены и в северном Причерноморье (по крайней мере от Днепра до нижнего Дуная). С другой стороны, вопрос о наличии их в бассейне Дуная выше Железных Ворот нуждается в документальном подтверждении, поскольку существуют пары видов, один из которых живет в среднем Дунае, а другой — в нижнем Дунае, Днестре и Днепре.

B. naticina (Menke, 1845) (рис. 3, *г*). Принадлежность этого названия определяется оригинальным описанием и в первую очередь приведенными в нем промерами. Из оз. Балатон Сервен (Servain, 1881) описал особый вид *Valvata balatonica*. Не располагая балатонскими экземплярами, мы тем не менее можем констатировать, что пропорции этой формы точно совпадают с таковыми *B. naticina* соответствующих размеров. Однако число оборотов у балатонской формы будет заметно большим (4), что, в принципе, невозможно у форм одного вида. Одно из двух: или в подсчет оборотов вкралась ошибка и тогда балатонская форма — молодой экземпляр *B. naticina*, или подсчет оборотов был произведен правильно и тогда это, вероятно, особый вид, что можно решить только на основе изучения массового материала из оз. Балатон. *B. naticina* — один из самых широко распространенных видов рассматриваемого рода, обычный в бассейне Дуная (кроме горных его частей), Днестра, Южного Буга, Днепра, Немана, Вислы и Одера.

B. menkeana (Jelski, 1863; рис. 3, *д*, *е*). Один из двух синтипов из коллекции Зоологического института АН СССР здесь обозначается как лектотип (рис. 3, *д*). Размеры его раковины в мм: высота — 3,6, ширина (по перпендикуляру к оси) — 4,4, высота устья — 3,1, ширина устья — 2,4, высота последнего оборота — 3,3, ширина последнего оборота без устья — 3,1, высота завитка — 1,1, число оборотов — 3,2. Лектотип собран в Днепре у с. Романовки (окр. Киева) К. Н. Ельским. Вид обычно встречается вместе с предыдущими, вероятно, распространен столь же широко в бассейне Дуная (кроме горных его частей), Днестра, Южного Буга, Днепра, Немана, Вислы и Одера.

Различия между современными видами *Borysthenia* можно выразить следующей определительной таблицей:

1(2). Завиток погружен ниже верхнего края последнего оборота . . . *B. jelskii*
2(1). Завиток, хотя бы незначительно, возвышается над верхним краем последнего оборота.
3(4). Тангент — линия раковины (т. е. касательная к внешним точкам контура всех оборотов) выгнутая, возвышение верхней части завитка над предпоследним обо-

ротом не превышает 0,40 возвышения предпоследнего оборота над устьем . . . . *B. menkeana*

4(3). Тангент — линия раковины прямая или слегка вогнутая, возвышение верхней части завитка над предпоследним оборотом составляет половину или, самое меньшее, 0,45 (у самых крупных особей, свыше 5 мм в ширину) возвышения последнего оборота над устьем.

5(6). Верхняя поверхность раковины почти плоская и завиток едва возвышается, высота раковины не превышает 0,70 ее ширины и лишь у более мелких особей (до 4 мм в ширину) доходит до 0,74 ширины . . . . . . *B. alligans*

6(5.) Верхняя поверхность раковины с явственно возвышающимся завитком, высота раковины составляет не меньше 0,77 ее ширины . . . . . . *B. naticina*

Имеются все основания считать, что род *Borysthenia* древний, вероятно, вымирающий, о чем свидетельствует его значительно более широкий ареал в мио-плиоцене (Старобогатов, 1970) — от среднего течения Дуная (а возможно, и западнее) до юго-востока Западной Сибири. Без сомнения, он был представлен и большим, чем ныне, числом видов, взаимоотношения между которыми легче понять на основе предложенной ревизии видов, существующих ныне. Интересен также вопрос о судьбе современных борисфений в связи с зарегулированием стока крупных рек, в частности о связи численности этих реофильных моллюсков с показателем степени проточности рек.

Ельский К. Н. О малакологической фауне окрестностей Киева // Изв. Ун-та св. Владимира.— 1862.— № 8. Второй съезд естествоиспытателей в Киеве.— С. 184—194.

Иззатуллаев З. И., Старобогатов Я. И. Род Melanopsis (Gastropoda, Pectinibranchia) и его представители, обитающие в водоемах СССР // Зоол. журн.— 1984.— **63**, вып. 10.— С. 1471—1483.

Ситникова Т. Я. Система байкальских эндемичных видов рода Megalovalvata и некоторые вопросы систематики семейства Valvatidae (Gastropoda, Pectinibranchia) // Там же.— 1983.— **62**, вып. 1.— С. 32—44.

Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара.— Л.: Наука, 1970.— 372 с.

Bourguignat J. R. Descriptions de deux noveaux genres Algeriens suives d'une classification des families et des genres de mollusques terrestres et fluviatiles du systeme europeen // Bull. Soc. sci. phys. nat. Touluse.— 1877.— **3** (1875—1876).— P. 49—101.

Crosse H. Descriptions d'especes nouvelles // J. Conchyl.— 1863.— **11**.— P. 379—386.

Hensche A. Dritter Nachtrag zur Mollusken-Fauna Preussen's // Schrift. Phys.-ökonom. Ges. Konigsberg.— 1866.— **7**.— S. 99—106.

Jelski C. Note sur la faune malacologique des environs de Kieff (Russie) // J. Conchyl.— 1863.— **11**.— P. 129—137.

Lindholm W. A. Miszellen zur Malacozoologie des Russisches Reiches. I—XIII // Ежегодник Зоол. музея Акад. наук.— 1914 (1913).— **18**.— S. 151—167.

Lindholm W. A. Valvata naticina Menke und ihrer Formenkreis // Arch. Molluskenk.— 1927.— **59**, H. 1.— S. 20—33.

Menke K. T. Kritische Übersicht der lebenden Valvata-Arten // Z. Malacozool.— 1845.— **2**.— S. 115—130.

Rossmässler E. A. Iconographie der Land- und Süsswasser-Mollusken.— Wiesbaden, 1910.— Bd. 15.— 84 S., Taf. 391—420.

Servain G. Histoire malacologique du lac Balaton en Hongrie.— Poissy.— 1881.— 126 p.

Лимнологический институт СО АН СССР,
Зоологический институт АН СССР,
Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР

Получено 10.10.84